BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

zoologie

317

N° 454 MARS-AVRIL 1977

BULLETIN

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 1 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro**, à la Librairie du Muséum, 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1977

ABONNEMENT GÉNÉRAL : France, 530 F ; Étranger, 580 F.
ZOOLOGIE : France, 410 F ; Étranger, 450 F.
SCIENCES DE LA TERRE : France, 110 F ; Étranger, 120 F.
BOTANIQUE : France, 80 F ; Étranger, 90 F.
ÉCOLOGIE GÉNÉRALE : France, 70 F ; Étranger, 80 F.
SCIENCES PHYSICO-CHIMIQUES : France, 25 F ; Étranger, 30 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, nº 454, mars-avril 1977, Zoologie 317

Les régions et les limites de la carapace d'un Crustacé Décapode *Carcinus maenas* (L.) [Brachyrhyncha Portunidae] ; leurs rapports avec les systèmes fonctionnels principaux

par Brigitte Renaud *

Résumé. — La présence de régions sur la carapace des Décapodes nécessite la définition de ces régions et de leurs limites. L'emploi du microscope électronique à balayage, la réalisation de dissections, ont permis d'établir chez un Décapode Brachyoure *Carcinus maenas* (L.), l'inventaire des impressions musculaires et de définir les rapports existant entre les divers systèmes tégumentaires reliés par ces muscles.

La première partie est consacrée à la distinction des diverses catégories de limites et de systèmes musculaires, stomodéal, mandibulaire et branchiostégal. Il est ainsi possible de définir, dans une seconde partie, l'ensemble des limites et des régions de *Carcinus maenas*, en considérant non seulement les organes sous-jacents mais surtout les systèmes tégumentaires ventraux ou internes. Enfin, l'emploi de la méthode chez un Décapode Xanthidé offrant une « régionalisation » apparemment très différente, permet de retrouver des traits fondamentaux d'organisation.

Il semble donc permis de croire que des recherches similaires effectuées chez des Décapodes Anomoures et Macroures doivent permettre de résoudre divers problèmes des homologies entre les carapaces de ces différentes formes.

Abstract. — The presence of regions on the Decapod's carapace requires the definition of these regions and of their boundaries. The utilisation of scanning electron microscopy, together with the realisation of many dissections have permitted the inventory of muscle insertions on a Decapod Brachyouran *Carcinus maenas* (L.), and the definition of the relations existing between the different tegumentary systems connected with these muscles.

The first part is devoted to the distinction of the different categories of boundaries and muscular systems (stomodeal, mandibular and branchiostegal). It is thus possible to define, in a second part, the actual boundaries and regions of *Carcinus maenas*, considering not only the subjacent organs but particularly the tegumentary systems, both ventral or internal. Finally, the use of this method in a Decapod Xanthid where the "regionalisation" is apparently very different, shows the existence of a fondamentally similar structure.

The same type of approach applied to the Decapod *Anomura* and *Macrura* should also help the solution of various problems bearing on the carapace in these groups.

SOMMAIRE

* *Laboratoire de Zoologie, Université de Paris VI, 7 quai Saint-Bernard, 75005 Paris.*

Afin de décrire avec précision les restes squelettiques des Décapodes fossiles, Desmarest, en 1822, définit sur la carapace du crabe *Carcinus maenas* et de l'écrevisse *Astacus flluviatilis*, un certain nombre de régions identifiées en fonction des organes sous-jacents. Ultérieurement divers auteurs (H. M. Edwards, 1834, 1851 ; Dana, 1851) enrichirent et parfois modifièrent la nomenclature des régions.

Les régions sont généralement définies comme des surélévations entourées par des limites apparemment considérées comme des sillons identiques ; seuls les trajets longitudinaux et transversaux des limites permettent alors de définir les régions antérieures ou postérieures, médianes ou latérales de la carapace. Pourtant, H. M. Edwards (1834) opposait déjà deux catégories de sillons selon qu'ils étaient pourvus ou non d'impressions musculaires. Chez les Pénéidés (1908) et les Éryonidés (1917), Bouvier distinguait les crêtes et les sillons de la carapace, parfois étroitement associés. L'existence de divers types de limites n'a ultérieurement jamais été envisagée chez les Crustacés Décapodes ; par contre, chez les Insectes, Snodgrass définit plusieurs catégories de sutures en fonction de leur rôle, lieu d'insertion musculaire, pilier de soutien, membrane souple, et de leur structure, zone plus ou moins sclérifiée (1935 : 53).

L'analyse des diverses limites, envisagée dans la première partie de ce travail, révélera la nécessité d'entreprendre une étude détaillée des principaux systèmes musculaires s'insérant sur la carapace.

Le deuxième chapitre est consacré aux régions et au relevé des rainures, des alignements de tubercules et des empreintes musculaires qui constituent les limites.

On tentera, dans la troisième partie de l'exposé, d'appliquer aux Xanthidés le système élaboré chez *Carcinus maenas.*

L'étude d'une forme évoluée n'est certes pas favorable pour concevoir un plan fondamental qui conviendrait aux Décapodes Macroures et Brachyoures. *Carcinus maenas* a été initialement choisi en raison de l'intérêt biologique et physiologique qu'il présente dans le cadre d'une étude sur la morphogenèse tégumentaire (Bocquet, Cals et Renaud). J'ai cependant tenté d'effectuer le plus de rapprochements possibles avec les Macroures, car le premier document du glossaire carcinologique réalisé par le Pr. Th. Monod révèle l'intérêt d'une pareille entreprise ; il a suscité pour une part appréciable la réalisation de ce travail ; celui-ci s'est trouvé d'ailleurs facilité par la consultation d'un deuxième document en cours de réalisation (Monod et Cals, définitions de varia et de termes généraux).

Matériel et technique

Les animaux étudiés proviennent de la Station biologique de Roscoff ; seuls les animaux de grande taille ont survécu longtemps dans l'aquarium marin du laboratoire de Zoologie de l'Université Pierre et Marie Curie. L'élevage des jeunes a été réalisé principalement au laboratoire de la Station biologique de Roscoff.

Les observations en microscopie photonique ou en microscopie électronique à balayage ont été effectuées sur des juvéniles ne dépassant pas 1,5 cm de largeur céphalo-thoracique et sur des adultes de 4 à 8 cm.

Chez les Brachyoures, l'étude du système musculaire a d'abord été entrepris chez *Cancer pagurus* (H. M. Edwards, 1849 ; Pearson, 1908) puis chez *Carcinus maenas* (Borradaile, 1922). Abrahamczik-Scanzoni (1942) a représenté chez divers Brachyoures une vue interne des insertions musculaires dorsales.

Pour suivre le trajet d'un muscle entre ses deux attaches, il faut opérer sur des animaux de grande taille et dans des conditions bien déterminées. Sur le vivant les muscles sont trop déformables ; les animaux ont donc été préalablement fixés par un liquide fixateur riche en alcool. L'emploi de ciseaux est d'autre part déconseillé ; la cuticule, trop friable chez les jeunes, trop dure chez les adultes de grande taille, se rompt irrégulièrement et trop brutalement. On évite les ruptures en utilisant une petite scie rotative employée pour la construction de modèles réduits. Une fois dégagés, les muscles ou ligaments se distinguent aisément sur des animaux desséchés.

Seul le microscope électronique à balayage, dans des conditions d'utilisation optimum, a permis de dresser un inventaire complet des empreintes musculaires dont les plus petites d'entre elles, disséminées parmi les tubercules (pl. II, D, G), étaient difficilement décelables. Je signalerai que les méthodes de lavages employant de grands volumes d'eau distillée permettent d'observer des animaux de collection ayant séjourné dans de l'acide lactique ou dans de l'alcool glycériné.

Recueillis quelques heures après la mue, les animaux sont fixés par de l'alcool à 100° filtré ; la région de la carapace à étudier est découpée et lavée soigneusement dans un bain d'eau distillée additionné de quelques gouttes de détergent. Après un double rinçage à l'eau distillée, les fragments de tégument sont mis à sécher à température du laboratoire, à l'abri de la poussière. Ils seront recouverts d'une pellicule d'or-palladium et observés au microscope Cameca MEB/07 [1].

Ces observations ont été complétées par l'examen d'animaux vivants ; je montrerai, en effet, que certaines attaches musculaires se remarquent extérieurement par leur pigmentation particulière ; on le constate dans certains ouvrages où les animaux sont représentés avec leur couleurs naturelles (*Carcinus maenas* : Herbst, 1782, pl. VII, 47 ; Desmarets, 1825, pl. I, 1. — *Portunus depurator* : Herbst, 1782, pl. VII, 48. — *Polybius henslowi* : Desmarest, 1825, pl. VII, 1).

I. Les diverses catégories de limites et de systèmes musculaires

1. Les différents types structuraux de limites

Cinq types fondamentaux de limites seront distingués en fonction de leur aspect morphologique, de leur rôle ou de leurs rapports avec les organes sous-jacents : alignement d'impressions musculaires, alignement de tubercules, simple rainure, sillon d'invagination avec crête interne et ligne de moindre résistance.

Le terme de limite sera utilisé pour désigner l'ensemble des structures qui séparent les régions les unes des autres ; le mot sillon employé généralement par les auteurs sera réservé aux limites étroites et profondes.

On parvient à rendre compte des différents types de limites en combinant les modes de représentation des divers auteurs. Il s'agit essentiellement de représenter les principales impressions musculaires comme cela avait été fait chez *Carcinus maenas* (Drach, 1939 : 315), de préciser la largeur d'une rainure (Dana, 1852 : 29 ; Bouvier, 1908), ou la hauteur d'une crête en reprenant les procédés utilisés chez les Pénéidés et les Eryonidés par Bouvier (1908, 1917).

a. — *Les sillons d'inflexion phragmatique*

Ils ont déjà été décrits chez les Insectes par Snodgrass dans ces termes : « external grooves of linear inflections of the cuticula that form internal ridges or plates to strengthen the skeletal walls or to furnish increased surfaces for muscle attachements » (1935 : 53).

Chez *Carcinus maenas*, au voisinage de la crête marginale tuberculaire (définie p. 578), des invaginations cuticulaires forment des sortes de piliers de renforcement latéraux. Il leur correspond en vue externe des sillons courts et étroits (pl. I, E) ; il s'agit des sillons inter-dentaires (fig. 1 et 2 : s.i.d.) et des sillons orbitaires (fig. 1 : s.o. sup., et fig. 2 : s.o.

1. Photographies exécutées par Mme D. Guillaumin, dans le Service de M. le Pr. C. Bocquet.

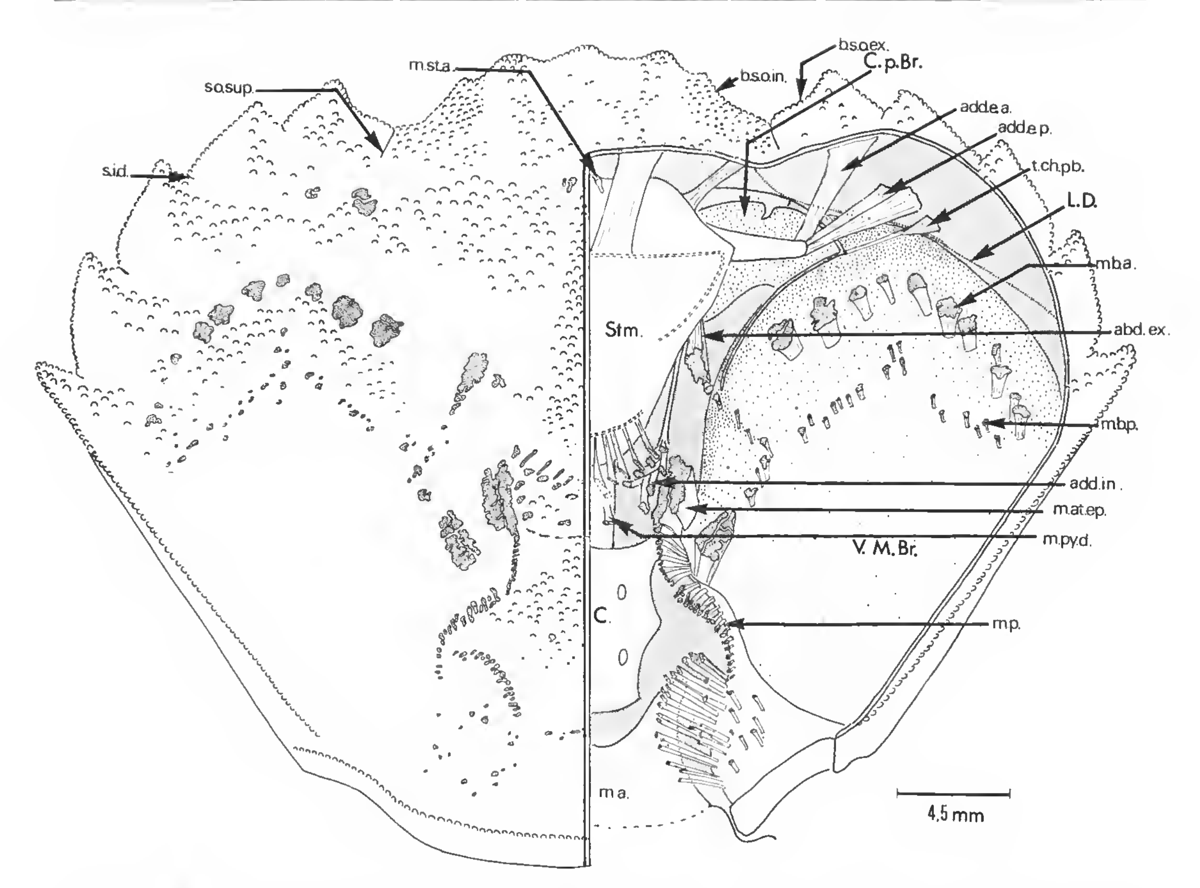


Fig. 1. — Mise en place des principaux muscles s'insérant sur la carapace de *Carcinus maenas*. Sur la partie droite du dessin les muscles sont représentés en vue interne ; la partie gauche montre les impressions musculaires en vue externe. Les plus petits sigilles mésobranchiaux et métabranchiaux n'ont pas été figurés.

Muscles ; abd. ex., abducteur externe ; add. in., adducteur interne ; add.e.a.(p.), branche antérieure (postérieure) de adducteur externe ; m. at. ep., musculus attractor epimeralis ; m.b.a. (p.), muscles branchiostégaux antérieurs (postérieurs) ; m.p. muscles postérieurs ; m.py.d. muscle pylorique dorsal ; m.st.a., muscle antérieur du stomodéum ; t.ch.pb., tenseur de la chambre prébranchiale.

b.s.o.ex. (in.), bord sus-orbitaire externe (interne) ; C., cœur ; C.p.Br., chambre prébranchiale ; L.D., ligne de déhiscence ; m.a., membrane articulaire ; s.i.d., sillon inter-dentaire ; s.o.sup., sillon orbitaire supérieur ; Stm., stomodéum ; V.M.Br., voûte membraneuse branchiale.

inf.). On a pu montrer l'existence d'un élément de soutien impair chez *Gnathia halei* appelé trabeculum antéro-céphalique (Cals, 1973 : 299), résultant de la coalescence de deux invaginations dorsale et ventrale d'un même segment. Chez *Hemioniscus balani*, au niveau de la capsule céphalique, il existe (Goudeau, 1972) des piliers endosquelettiques postérieurs pairs et une tige endosquelettique antérieure impaire.

Les baguettes rigides invaginées, correspondant aux deux petites dépressions médio-dorsales (pl. I, F), peuvent être considérées comme des phragmes très réduits, analogues aux ailes tergales plus développées chez les Isopodes (tergal alae, Jackson, 1926. Cf. le

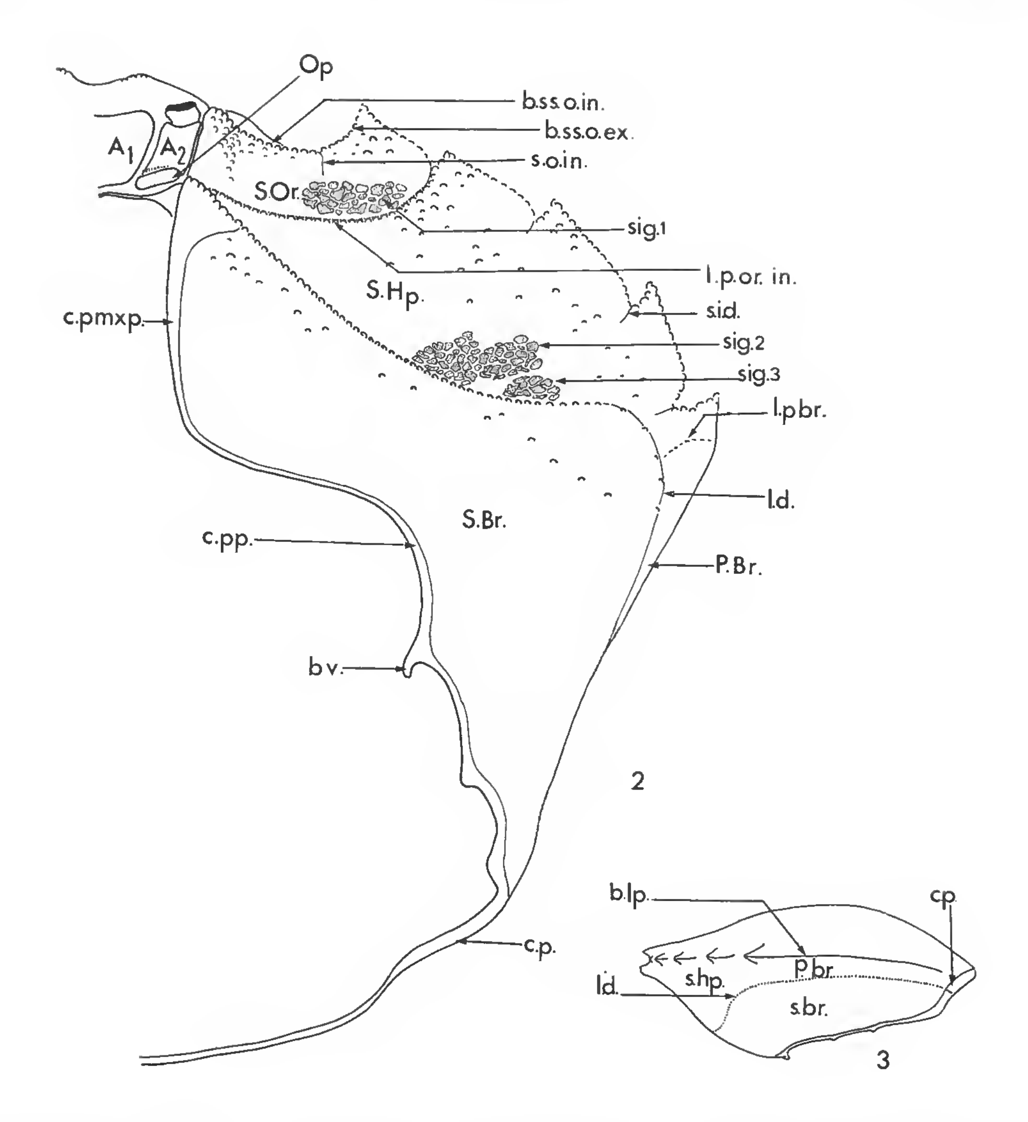


Fig. 2. — Face inférieure de la carapace de *Carcinus maenas*. AI, antennule ; A2, antenne ; b.ss.o.ex (in.), bord sous-orbitaire externe (interne) ; b.v., bouton de verrouillage ; c.pmxp. contrefort paramaxillipédieux ; c.pp., contrefort parapédieux ; c.p., contrefort postérieur ; l.d., ligne de déhiscence ; l. pbr., limite parabranchiale ; l.p.or.inf., limite péri-orbitaire inférieure ; Op., opercule de la glande excrétrice ; P.Br., région parabranchiale ; S.Br., région sub-branchiale ; S.Hp., région sub-hépatique ; s.i.d., sillon interdentaire ; sig.1, sigille de la branche antérieure du muscle adducteur mandibulaire externe ; sig.2, sigille de la branche postérieure du muscle adducteur mandibulaire externe ; sig.3, sigille du muscle tenseur de la chambre prébranchiale ; S.Or., région sub-orbitaire ; s.o.in., sillon orbitaire inférieur.

Fig. 3. — Vue latérale de la carapace de *Carcinus maenas*. b.lp., bord latéro-postérieur ; c.p., contrefort postérieur ; l.d., ligne de déhiscence ; P.br., région parabranchiale ; s.br., région sub-branchiale ; s.hp., région sub-hépatique.

document nº 2 du Glossaire carcinologique de MONOD et CALS). H. M. EDWARDS (1851) a reconnu leur nature et les a désignées sous le nom de fossettes gastriques. Retrouvées chez d'autres Décapodes, on les a nommées points gastriques (Astacidea, BOUVIER, 1908), Cervicalgrübchen (Dromiacea, IHLE, 1913 ; Parthenopidea, FLIPSE, 1930), posterior gastric pit (Décapodes, GLAESSNER, 1969). C'est sur ces phragmes qu'une partie des muscles postérieurs du stomodéum viennent s'insérer (fig. 4 : f.g.), ainsi que l'avait montré H. M. EDWARDS (1851 : 232) ; je l'ai vérifié sur coupes histologiques et par dissections.

Dans son travail sur les Brachyoures, GUINOT (1976) rappelle avec raison l'intérêt de ces fossettes pour préciser l'emplacement postérieur du sillon cervical par rapport à ces points de repères.

b. — *La ligne de déhiscence*

Sur les parties réfléchies de la carapace, on peut observer les deux branches latérales de la ligne de déhiscence (fig. 2 et 3 : l.d.), qui sont réunies par une portion transversale située au niveau de la membrane articulaire thoraco-abdominale. Elles débutent près des opercules des glandes excrétrices (fig. 2 : O.p.), passent en arrière du triangle antérieur du contrefort paramaxillipédieux (défini p. 578) et se dirigent vers l'arrière de l'animal au niveau de l'articulation thoraco-abdominale. La ligne de déhiscence, au moment de la mue, se rompt spontanément permettant à l'animal de se libérer de sa vieille exuvie ; chez *Carcinus maenas*, ce phénomène fut observé par DRACH (1939).

Cette ligne de déhiscence a reçu des appelations diverses ; selon GLAESSNER (1969), il s'agirait d'une même structure mais dont le trajet varie d'un groupe de Décapodes à un autre ; pour cette raison, les auteurs lui auraient assigné des noms différents suivant les groupes considérés. La *linea homolica* (? BOAS, 1880) des Homolidae, la *linea thalassinica* (BOAS, 1880) des Thalassinidae, la *linea dromica* (? BOAS, 1880) des Dromiidae, la *linea anomurica* (BOAS, 1880) des Anomura, seraient alors homologues. Chez les Brachyoures elle prendrait aussi les noms de ligne latérale (BOUVIER, 1897), de suture épimérale ou de Pleuralnaht. Chez les Insectes, pour une structure analogue, on utilise indifféremment les noms de ligne ecdysiale, ligne exuviale ou encore ligne de déhiscence. D'autre part, il semble que l'emplacement de cette ligne oppose Macroures et Brachyoures.

Au microscope électronique à balayage, elle se présente comme un sillon étroit bordé de deux épaississements et souligné par une rangée de tubercules (pl. I, H et I).

c. — *Les rainures*

Ce sont de simples bandes peu profondes, aux bords peu accusés qui au microscope électronique à balayage apparaissent essentiellement pourvues de petites expansions cuticulaires unicellulaires appelées scutelles (BOCQUET, CALS et RENAUD). Elles sont le plus souvent associées aux alignements sigillaires ou aux alignements tuberculaires.

d. — *Les alignements sigillaires*

De nombreux et divers systèmes musculaires s'insèrent sur la carapace. Les impressions musculaires ou sigilles que l'on peut observer en vue externe constituent les alignements sigillaires. Si les attaches mandibulaires ou stomacales sont assez bien connues, les

muscles du repli branchiostège ne sont signalés qu'à de rares occasions (« dorso-ventral muscles », BORRADAILE, 1922 : 126). Les cellules tégumentaires associées aux fibres musculaires ont une ornementation superficielle nulle ou réduite (pl. II, B, D, E) par rapport aux cellules adjacentes. L'observation de la surface cuticulaire au microscope électronique à balayage permet donc de reconnaître avec une grande précision les zones d'insertions musculaires qui apparaissent alors comme des plages homogènes et nues. Dans certains cas favorables on a pu observer le réseau hexagonal (pl. II, B).

La nature ligamentaire (DRACH, 1939 : 314) ou musculaire (DRACH, 1939 : 313) des éléments de soutien demande à être observée en détail. Les striations transversales observées sur les fragments prélevés *in vivo* et sur coupes histologiques font que je parlerai actuellement comme BORRADAILE (1922) de systèmes musculaires.

Les ensembles sigillaires des différents systèmes musculaires peuvent s'interpénétrer. La connaissance et la distinction de ces systèmes étant primordiales, je les étudierai séparément dans le paragraphe suivant.

e. — *Les alignements tuberculaires*

On les trouve souvent associés à une autre catégorie de limite ; c'est ce que l'on peut observer au niveau de la ligne de déhiscence (pl. I, H). C'est aussi le cas des limites hépatiques moyenne et postérieure, où, disposés moins régulièrement, les tubercules bordent une rainure. Enfin, ils soulignent les contours de la carapace (pl. I, A, B, C, G).

En dehors des cas déjà cités, nous verrons que d'autres limites peuvent être composites.

2. **Les divers types de systèmes musculaires**

a. — *Le système branchiostégal*

Les cavités branchiales occupent plus du tiers du volume du crabe. Leur paroi souple est reliée à la carapace par de nombreux et petits muscles appelés muscles branchiostégaux.

Dans sa partie antérieure, la voûte membraneuse qui constitue le toit de la cavité branchiale cesse d'être horizontale et plonge en avant et obliquement vers la face ventrale de l'animal (fig. 1). L'espace qui sépare la voûte membraneuse de la carapace est abondamment comblé par des lobules hépato-pancréatiques. C'est environ à mi-hauteur de cette pente que 7 à 10 muscles branchiostégaux relient le toit de la cavité branchiale à la partie supérieure de la carapace. Les sigilles que l'on observe en vue externe (pl. II, E) constituent la limite branchiale antérieure (fig. 1 : m.b.a.).

En arrière, la voûte membraneuse est maintenue en contact étroit avec la carapace par de très nombreux petits muscles ; l'intervalle séparant ces deux lames cuticulaires est essentiellement rempli par du tissu conjonctif et des lacunes sanguines. La petite taille des sigilles rend leur observation difficile sur montage *in toto*, en microscopie photonique. Il sont, par contre, aisément décelés au microscope électronique à balayage, grâce auquel on peut aussi rendre compte de leur répartition (pl. II, D). Les régions qui sont en rapport direct avec les chambres branchiales sont parsemées de ces nombreux petits sigilles ; c'est

le cas des régions mésobranchiales, métabranchiales, parabranchiales (pl. II, G) et subbranchiales. Sur la figure 1 seuls les plus gros sigilles ont été représentés (m.b.p.).

Le toit de la chambre prébranchiale (Pearson, 1908 : 8) sous laquelle bat le scaphognathite, prolonge la voûte membraneuse de la cavité branchiale. Sur son bord externe, consolidé par une large nervure, un muscle appelé tenseur de la chambre prébranchiale (fig. 1 : t.ch.p.b.), maintenant le toit membraneux dans un plan horizontal, se fixe sur la face inférieure de la carapace, en avant de la ligne de déhiscence (fig. 2 : sig. 3).

b. — *Le système postérieur*

Un certain nombre de muscles, auxquels je donne le nom de muscles postérieurs, relient la carapace et les épimères (fig. 1 : m.p.). L'un d'eux, le *musculus attractor epimeralis* (Schmidt, 1915) est un des muscles les mieux connus ; son insertion, en vue externe, est très généralement représentée chez les Macroures et les Brachyoures. Chez *Homarus vulgaris* (Glaessner, 1960), il s'étend sur presque toute la longueur du squelette interne ; chez les Brachyoures les sigilles du muscle *attractor epimeralis* sont regroupés dans le sillon appelé cc' par Drach (1939 : 315). En arrière, de nombreux autres petits muscles lui succèdent jusqu'au contrefort postérieur. Dans l'état actuel de nos connaissances, il n'est pas possible de déterminer si les muscles postérieurs s'insèrent directement sur les épimères rigides du squelette interne, ou sur l'extrémité latérale de la voûte membraneuse souple qui se termine à ce niveau.

Dans le premier cas, le terme de *attractor epimeralis* pourrait être étendu à l'ensemble des muscles postérieurs ; dans le cas contraire, ces muscles seraient à rapprocher des muscles branchiostégaux.

c. — *Le système mandibulaire*

Les mouvements des mandibules sont assurés par une paire de muscles adducteurs et une paire de muscles abducteurs par appendice. L'adducteur interne prolonge un tendon long et étroit et vient s'insérer au voisinage des fossettes gastriques (fig. 1). L'adducteur externe (pl. II, F) s'attache sur un tendon arrondi à l'extrémité du corps mandibulaire et se fixe sur la face inférieure de la carapace en formant deux masses musculaires, antérieure (fig. 1, add.e.a. et fig. 2, sig. 1) et postérieure (fig. 1 : add.e.p. et fig. 2 : sig. 2). L'abducteur externe constitue le premier sigille de la limite branchio-paragastrique (fig. 1 et 4). L'abducteur interne n'est pas représenté ; il s'insère sur l'endosquelette (Manton, 1964 : 27, fig. 13, b, c).

d. — *Le système stomodéal*

Parmi les muscles suspenseurs du stomodéum, seuls les muscles antérieurs, postérieurs et pyloriques dorsaux s'insèrent sur la carapace. Les sigilles du premier (fig. 1) se présentent sous forme de deux petites taches en avant de la pointe mésogastrique. Les sigilles des muscles postérieurs du stomodéum (fig. 1), sont étroits et allongés (pl. II, C) ; les faisceaux musculaires les plus médians viennent s'insérer sur les baguettes rigides des fossettes gastriques. Les muscles pyloriques dorsaux semblent s'insérer en arrière des précédents, au voisinage de la limite gastro-cardiaque (fig. 1 : m.pyl.d.).

3. **Les contours ou limites périphériques**

Semi-orbiculaire (Desmarest, 1825), la carapace de *Carcinus maenas* est bordée antérieurement et latéralement par une crête tuberculaire (pl. I, A, B, C) ; des contreforts, bandes marginales planes plus ou moins étroites et soulignées par au moins une rangée de tubercules, limitent le bord postérieur (pl. I, G) et remontent latéralement sur la portion inférieure de la carapace jusqu'aux opercules des glandes antennaires (fig. 2).

La crête tuberculaire est une limite continue qui sépare les régions de la face supérieure de la carapace, des régions de la face inférieure. H. M. Edwards l'avait désignée sous le terme plus général d'armature marginale et l'avait définie ainsi : « La portion dorsale de ce grand bouclier est séparée de la portion qui se recourbe en bas et en dedans par une crête ou par une série de prolongements qui affectent tantôt la forme de lobules, tantôt celle de dents ou d'épines » (1851 : 248).

Chez *Carcinus maenas*, l'armature marginale est une crête tuberculaire qui comprend de l'avant vers l'arrière, les bords antérieurs, oculaires, latéro-antérieurs, et latéro-postérieurs (fig. 4).

Le bord antérieur, encore appelé inter-oculaire (Desmarest, 1825 : 18), rostral ou frontal, est trilobé ; chez *Cancer pagurus* où le rostre est aussi trilobé, ces trois lobes ont reçu les noms de lobes médian et latéraux (Pearson, 1908 : 9).

Les bords oculaires ou orbitaires s'étendent des lobes latéraux du rostre, aux premières dents latérales. On distingue un bord sus-orbitaire et un bord sous-orbitaire (pl. I, A). Les sillons orbitaires, supérieur (fig. 1 : s.o.sup.) et inférieur (fig. 2 : s.o.inf.), dirigés perpendiculairement aux bords orbitaires (pl. I, A flèches), les divisent en bords orbitaires internes (= bord sourcilier de H. M. Edwards, 1851 : 257) et bords orbitaires externes (fig. 1 et 2).

Les cinq dents latérales réparties sur le bord latéro-antérieur (pl. I, C), ont été désignées par plusieurs symboles. Toutefois, il n'est pas exclu que la nomenclature utilisée s'applique à des structures distinctes. Les lettres D, E, N, T et S de Dana (1851) correspondraient à chacune des dents ; tandis que dans le système de Teissier (1960), ce sont les sommets des dents qui sont indiqués par les lettres a, b, c, d, et e ; c'est cette terminologie qui sera adoptée ici (fig. 4).

L'angle latéral de Desmarest (1825) correspond à la dent a.

Les bords latéro-postérieurs sont rectilignes et convergent vers le bord postérieur (fig. 4).

Les contreforts marginaux constituent la bordure périphérique de la carapace. Ils peuvent être subdivisés en un certain nombre de secteurs ; à l'arrière, le contrefort postérieur impair est prolongé sur la face inférieure, et à chacune de ses extrémités, par les contreforts parapédieux puis paramaxillipédieux pairs (fig. 2 et 3). Le contrefort postérieur (fig. 2 : 3, 4, c.p.), bordé par deux rangées de tubercules s'achève au niveau de la ligne de déhiscence. Le contrefort parapédieux (fig. 2 : c.pp.) présente trois crochets d'importance inégale dont le plus antérieur d'entre eux pourrait intervenir dans un système de coaptation dorso-ventrale (bouton de verrouillage, fig. 2 : b.v.). Le contrefort paramaxillipédieux (fig. 2 : c.p.mxp.) entoure le cadre buccal ; son extrémité antérieure s'élargit en une sorte de triangle en arrière duquel débute la ligne de déhiscence.

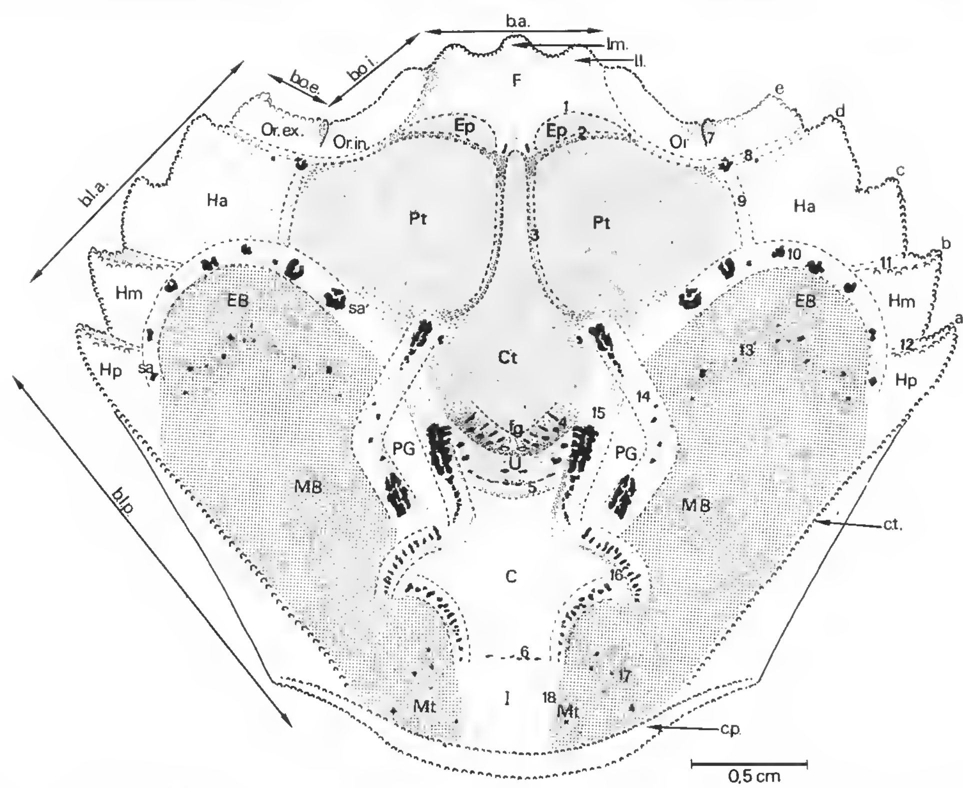


Fig. 4. — *Carcinus maenas* : nomenclature des régions et des limites périphériques et centrales. b.a., bord antérieur ; b.o.e. (i), bord orbitaire externe (interne) ; b.l.a. (p.), bord latéro-antérieur (postérieur) ; c.p., contrefort postérieur ; c.t., crête tuberculaire ; f.g., fossettes gastriques ; l.m., lobe médian ; l.l., lobe latéral.

Régions : C, cardiaque ; Ct, centrogastrique ; EB, épibranchiale ; Ep, épigastrique ; F, frontale ; Ha, hépatique antérieure ; Hm, hépatique moyen ; Hp, hépatique postérieure ; I, intestinale ; MB, mésobranchiale ; Mt, métabranchiale ; Or. ex., orbitaire externe ; Or. in., orbitaire interne ; PG, paragastrique ; Pt, protogastrique ; U, urogastrique.

Limites : 1, épigastrique ; 2, protogastrique ; 3, centrogastrique ; 4, urogastrique ; 5, gastro-cardiaque ; 6, cardio-intestinale ; 7, sillon orbitaire ; 8, péri-orbitaire ; 9, gastro-hépatique ; 10, branchiale antérieure ; 11, hépatique moyenne ; 12, hépatique postérieure ; 13, mésobranchiale ; 14, branchioparagastrique ; 15, paragastrique ; 16, branchio-cardiaque ; 17, métabranchiale ; 18, branchio-intestinale.

Le sillon cervical défini par Huxley (1877 : 343) regroupe les limites 11, 10, 15, 5, 15, 10, 11.

II. Définitions des régions ; les limites centrales de la carapace ; rapports entre les régions et l'anatomie interne

1. **Les régions branchiales** (Desmarest, 1822 ; *regio branchialis* [B], Stimpson, 1860 : 24 ; aires branchiales, Bouvier, 1940 : 13)

Ce sont les régions latérales les plus développées ; elles correspondent à la partie externe et rigide des deux lames qui constituent le repli branchiostège (voir p. 576). Ces régions

ont été subdivisées par les successeurs de Desmarest ; on peut distinguer sur la face supérieure les régions épi, méso et métabranchiales, sur la face inférieure les régions sub-branchiales et enfin des régions que je nommerai parabranchiales.

La région épibranchiale correspond à la portion antérieure de la chambre branchiale, là où la voûte membraneuse s'infléchit vers la partie ventrale de l'animal (fig. 1 et 4). La limite antérieure des régions branchiales (fig. 1 : m.b.a.) est constituée par l'alignement sigillaire des muscles branchiostégaux antérieurs (voir p. 576). On peut nommer sa et sa' les sigilles extrêmes (fig. 4).

La région mésobranchiale, comme la précédente, recouvre une partie de la chambre branchiale où les branchies sont bien développées. La limite mésobranchiale (fig. 4 : 13) est rarement représentée chez *Carcinus maenas* ; seul Huxley (1877 : 342) rend compte de son existence. Il convenait donc de s'interroger sur la validité de cette limite. Il n'existe pas à cet endroit de dépression contrairement à ce que suggère le schéma d'Huxley (*loc. cit.*). Le microscope électronique à balayage montre que cette limite est composée de sigilles alignés et relativement petits (fig. 1 : m.b.p.), ce qui explique qu'on ne les ait pas observés auparavant. De très nombreux petits sigilles parsèment la région mésobranchiale (pl. II, D) (voir p. 576).

La région métabranchiale (H. M. Edwards, 1851) recouvre la partie terminale de la chambre branchiale qui ne possède plus de branchies ; c'est à cet endroit un étroit cul-de-sac qui repose sur une plate-forme pleurale (fig. 1 et 4).

Au-dessous de la voûte membraneuse, on peut observer un repli cuticulaire constituant l'organe péricardial, non représenté sur la figure 1 ; Cuénot, en 1895, en étudiait déjà l'histologie ; cet auteur suggère que les muscles qui relient les parois de l'organe pourraient en se contractant chasser vers le péricarde l'hémolymphe qu'il contient.

De nombreux petits sigilles confèrent un aspect froissé à cette portion de la carapace, de pigmentation hétérogène.

On peut, au sujet de l'ensemble des muscles de la voûte branchiale, faire une remarque laissant entrevoir une fonction physiologique particulière. On ne connaît pas bien la fonction de ces muscles ; on ne sait pas si, comme les muscles stomodéaux, ils assurent une simple suspension, ou si, par d'éventuelles contractions métachroniques, ils assurent une ondulation de la voûte membraneuse. La seule indication dont nous disposions est proposée par Borradaile (1922 : 126), « a number of « dorso-ventral muscles » enable the membranous roof to be raised or lowered ». On peut aussi penser à une régulation du flux sanguin ; hypothèse analogue à celle émise par Cuénot à propos de l'organe péricardial.

Les régions parabranchiales (fig. 2 et 3 : P.br.). J'attribue ce nom à la partie postérieure de la région sub-hépatique définie par Huxley (1877 : 343) ; ces régions semblent d'autre part correspondre aux lobes branchiaux inférieurs de H. M. Edwards (1851 : 31). Elles diffèrent des régions sub-hépatiques qui les bordent antérieurement par la présence des sigilles des muscles branchiostégaux disséminés parmi les tubercules (pl. II, G).

La limite parabranchiale est une ligne idéale passant en arrière du point a (fig. 2 : l.p.br.), et en avant de laquelle les sigilles n'appartiennent pas à la chambre branchiale proprement dite.

Les régions sub-branchiales (Huxley, 1877 : 343 ; lobe épimérien antérieur et postérieur, H. M. Edwards, 1851 : 31). Bordées par les contreforts paramaxillipédieux et parapédieux (fig. 2), elles occupent une grande partie de la face inférieure de la carapace. Elles

sont séparées des régions sub-hépatiques et parabranchiales par la ligne de déhiscence. De très longues et nombreuses soies couvrent ces régions. On retrouve, comme sur les régions branchiales précédentes, les petits sigilles des muscles reliant le repli branchiostège membraneux à la carapace.

2. **Les régions gastriques** (H. M. Edwards, 1851 : 17 ; *regio gastrica* [A], Stimpson, 1860 : 24).

Elles représentent les régions médianes les plus développées et recouvrent le stomodéum. Desmarest (1822) ayant assigné une position centrale erronée aux gonades, distinguait à cet endroit les régions stomacale et génitale.

La limite postérieure gastro-cardiaque (fig. 4) est une large rainure sigillaire, profonde, mais dont les sigilles n'ont pu être identifiés. Latéralement, les sigilles bordant cette région correspondent à des muscles de types variés ; certains sont mandibulaires, d'autres branchiostégaux et d'autres enfin appartiennent au système postérieur (fig. 1 et 4).

La subdivision en régions épigastriques (H. M. Edwards, 1851 : 20), protogastriques (H. M. Edwards, 1851 : 21), centrogastrique et urogastrique (H. M. Edwards, 1851 : 21), est nette chez *Carcinus maenas*. Leur identification ne repose que sur des critères de position et sur le nombre pair ou impair de ces régions. Les limites qui les séparent sont de simples rainures, sauf la limite urogastrique (fig. 1 et 4), de nature complexe, qui contient les fossettes gastriques ; de part et d'autre de ces dernières (pl. II, C), se répartissent les sigilles des muscles adducteurs mandibulaires internes et stomodéaux postérieurs.

A l'avant, les deux petits lobes épigastriques surmontent les deux vastes régions protogastriques. Comme Borradaile, je n'ai pu retrouver l'insertion des muscles fléchisseurs des maxillules, qui chez *Cancer pagurus*, d'après Pearson (1908 : 67), se fixent au niveau de ces régions protogastriques.

Les carcinologistes ont l'habitude de distinguer une région mésogastrique impaire, suivie d'une région métagastrique paire (H. M. Edwards, 1851 : 21). Chez *Carcinus maenas*, comme chez de nombreux autres crabes, ces régions mésogastrique et métagastrique sont fusionnées ; l'ensemble est alors malencontreusement désigné par l'un ou l'autre terme. Ainsi que le montre Guinot (1976), un terme devrait être créé pour désigner l'ensemble des surfaces fusionnées. Je propose le nom de centrogastrique qui réunit donc les régions mésogastrique et métagastrique. La pointe antérieure de cette région peut cependant conserver le nom de pointe mésogastrique, puisque sa position tout à fait antérieure prouve son appartenance à la région mésogastrique. Sur son schéma de la carapace de *Carcinus maenas*, Huxley (1851 : 343) ne représente pas cette pointe mésogastrique et les lobes protogastriques sont alors contigus.

Enfin l'étroite bande impaire, en arrière des fossettes gastriques, appelée région urogastrique, semble reconnue par la plupart des auteurs.

3. **Les régions paragastriques**

J'ai choisi de nommer paragastriques les régions qui se situent de part et d'autre des régions centrogastrique et urogastrique (fig. 1 et 4). Elles se sont trouvées incluses

tantôt dans l'ensemble des régions branchiales sous le nom d'épibranchial lobe (Pearson, 1908) ou de lobule mésobranchial (H. M. Edwards, 1851 : 23), tantôt dans l'ensemble des régions gastriques sous le nom d'hypogastric lobe (Huxley, 1877 : 343).

Ces surfaces cuticulaires surplombent les parties latérales de la voûte membraneuse branchiale, qui chez *Carcinus maenas* sont peu inclinées (fig. 1).

La limite externe d'une région paragastrique, appelée limite branchioparagastrique (fig. 4 : 14), comprend à l'avant le sigille du muscle abducteur mandibulaire externe, suivi de nombreux sigilles branchiostégaux. Ces derniers, dont la présence caractérise les régions branchiales, sont absents des surfaces paragastriques. La limite interne, appelée paragastrique (fig. 1 : 15), est une rainure sigillaire possédant sur sa portion terminale le sigille du *musculus attractor epimeralis*.

4. **Les régions hépatiques** (Desmarest, 1822 ; *regio hepatica* [D], Stimpson, 1860 : 24)

Ce sont des aires planes bordées à l'avant par les régions orbitaires et à l'arrière par les régions branchiales ; les limites latéro-internes sont les limites gastro-hépatiques (fig. 4 : 9) ; les bords latéro-externes s'étendent du point d au point a. Généralement les points a et parfois les points b (Huxley, 1877 : 343) sont exclus des régions hépatiques et sont alors compris dans les régions branchiales ; en réalité, les dissections ont montré que les deux dernières dents ne recouvrent pas la voûte membraneuse branchiale (fig. 1) ; on peut donc considérer que ces deux dernières dents appartiennent aux régions hépatiques.

Les sillons hépatiques moyen et postérieur (fig. 4 : 11 et 12) sont des rainures bordées de tubercules plus ou moins régulièrement alignés ; les portions externes de ces limites sont formées par les sillons d'inflexion phragmatique interdentaires.

Ce sont les régions qui présentent les plus grandes variations de volume en fonction des contours de la carapace. Bien développées chez les Brachyoures de formes quadrangulaire ou semi-circulaire, elles sont au contraire réduites quand la carapace est triangulaire, comme chez les Oxyrhynques.

5. **Les régions sub-hépatiques** (Huxley, 1877 : 343 ; lobe sous-hépatique, H. M. Edwards, 1851 : 31)

Elles se situent sur la face inférieure de la carapace ; je restreins l'extension des zones sub-hépatiques définies par Huxley à la partie antérieure contenant les sigilles de la branche postérieure du muscle adducteur mandibulaire externe (fig. 2 : sig. 2), et du tenseur de la chambre pré-branchiale (fig. 2 : sig. 3). Les régions suborbitaires et parabranchiales les limitent antérieurement et postérieurement. Les bords externes comprennent les points a, b, c, d ; la ligne de déhiscence constitue la limite interne.

6. **Les régions orbitaires** (H. M. Edwards, 1851 : 18 ; *regio orbitalis* [E], Stimpson, 1860 : 24 ; *orbital lobe*, Huxley, 1877 : 343)

Légèrement surélevées par rapport à l'ensemble de la carapace, ces régions sont essentiellement composées de tubercules (pl. I, D) contigus et plats. Les limites péri-orbitaires

(pl. I, D, flèche) constituent les frontières postérieures. Les sillons orbitaires supérieurs (voir p. 578) divisent les régions orbitaires en régions orbitaires externes et régions orbitaires internes (fig. 4).

7. Les régions suborbitaires

Elles sont bordées par des tubercules alignés formant la limite péri-orbitaire inférieure (fig. 2 : l.p.or.in.). En avant de cette limite s'insère la branche antérieure du muscle adducteur mandibulaire externe (fig. 2 : sig. 1), dont les sigilles occupent une partie importante de la surface suborbitaire (pl. II, F).

8. La région cardiaque (H. M. Edwards, 1834 ; région cordiale, Desmarest, 1822 ; région cardiaque antérieure, H. M. Edwards, 1851 : 19 ; *regio cardiaca* [C], Stimpson, 1860 : 24 ; région péricardique, Drach, 1939 : 315)

Cette région, impaire et médiane, est en général bien marquée chez les Brachyoures. Ses limites antérieure et latérales sont des rainures sigillaires profondes (fig. 4 : 16). Sa limite postérieure est par contre mal définie ; chez *Carcinus maenas* elle est représentée par quelques sigilles irrégulièrement alignés, joignant les extrémités postérieures des limites branchio-cardiaques. Ces sigilles n'ont pu être identifiées.

9. La région intestinale (H. M. Edwards, 1834 ; région hépatique postérieure, Desmarest, 1822 ; région cardiaque postérieure, H. M. Edwards, 1851 : 19)

C'est la région médiane la plus postérieure, limitée à l'arrière par le contrefort postérieur et latéralement par les limites mésiales formées de sigilles métabranchiaux (fig. 1 et 4).

10. La région frontale (Dana, 1851 : 96 (F) ; *regio frontalis* [G], Stimpson, 1860 : 24).

Impaire et quadrangulaire, cette région prend aussi le nom de rostre. Son bord antérieur (fig. 4) est chez *Carcinus maenas* trilobé (voir p. 578). Sa limite postérieure, plus ou moins visible selon les individus, est une simple rainure. Latéralement elle est bordée par les limites péri-orbitaires.

III. Discussion

1. Le sillon cervical et la valeur métamérique des sillons

Le sillon cervical est la limite la mieux reconnue chez tous les Reptantia ; défini sans grande précision, le trajet de ce sillon varie selon les auteurs et les Décapodes considérés.

Pour la majorité des auteurs, cependant, une partie de son trajet se superpose à celui du sillon branchial antérieur ; sa portion médiane située en arrière des fossettes gastriques est constituée par la limite gastro-cardiaque (fig. 4).

C'est H. M. Edwards (1851) qui définit ce terme chez les Birgus et les Cénobites ; c'est le sillon qui divise la carapace en un arceau céphalique et un arceau scapulaire. Dans un premier ouvrage (1834 : 24), H. M. Edwards admet tout d'abord l'origine unisegmentaire de la carapace qui proviendrait du segment antennaire ou du segment mandibulaire. L'existence, chez d'autres Décapodes, d'un second sillon, a conduit ce même auteur à modifier son interprétation (1851 : 13). L'arceau céphalique, innervé par les nerfs provenant des ganglions cérébroïdes et sus-œsophagiens, serait d'origine antennaire, tandis que l'arceau scapulaire, innervé par les nerfs issus des ganglions post-œsophagiens, appartiendrait au segment mandibulaire.

H. M. Edwards est donc à l'origine d'une interprétation métamérique des sillons de la carapace. D'autres auteurs, Huxley (1877) puis Pearson (1908), considèrent que le sillon cervical représente la limite céphalo-thoracique.

Glaessner (1960, 1969 : R402 R403) voit dans les limites cervicale, post-cervicale et branchio-cardiaque des Décapodes fossiles du jurassique des vestiges des limites métamériques II/III & IV, III & IV/V, et V/VI-XIII. De même Secrétan (1960, 1964), propose une interprétation métamérique des sillons de Décapodes fossiles du Secondaire, de Madagascar. Ces diverses interprétations reposent essentiellement sur l'ordre de distribution des principales insertions musculaires.

Or, chez *Gnathia teissieri*, Cals (1972) a montré qu'un phragme entre Th1 et Th2 reçoit les muscles mandibulaires ; cet auteur conclut : « Il semble donc aléatoire de vouloir délimiter des territoires métamériques en fonction d'origines topographiques musculaires, au moins dans le cas où une profonde adaptation éloigne l'exemple étudié du cas primitif » (1972 : 522). Ces faits sont plus généraux qu'ils ne le paraissent *a priori* ; ainsi, chez *Hemioniscus balani*, les muscles protracteurs mandibulaires s'insèrent sur un apodème dorsal et médian du premier segment thoracique libre (Goudeau, 1969 : 500).

Il semble donc qu'on ne puisse considérer les sillons transversaux comme des vestiges de limites segmentaires ; une étude embryologique apporterait sans doute quelques précisions à ce sujet.

Il n'est pas certain que les systèmes musculaires soient identiques chez les Macroures et chez les Brachyoures. Ainsi, en comparant l'écrevisse *Astacus fluviatilis* et le crabe *Carcinus maenas*, Manton (1964) a montré des variations dans le développement des muscles mandibulaires et des déplacements dans leurs insertions. Le problème est de savoir dans quelle mesure cette question retentit sur les sillons de la carapace. On peut, à propos des muscles branchiostégaux, remarquer que si l'alignement sigillaire antérieur est une néoformation spéciale aux Brachyoures, les branches latérales du sillon cervical ne sont pas homologues dans ces deux groupes. C'est en recherchant dans chaque cas les sigilles des muscles mandibulaires, stomodéaux et branchiostégaux qui se succèdent le long du sillon cervical, qu'on pourra, pour chacun d'entre eux, étudier les homologies pouvant exister entre Macroures, Brachyoures et Anomoures.

2. Comparaison des systèmes de nomenclature de Desmarest et de Dana

Partageant les mêmes préoccupations que Desmarest dans une recherche descriptive applicable en paléontologie, Dana (1851) a proposé un système basé sur l'étude des Xanthidea, dont le grand nombre d'aréoles caractérisant leur carapace avait conduit l'auteur à créer une nomenclature particulière. Les critères de détermination reposent alors essentiellement sur la localisation antérieure ou postérieure, médiane ou latérale des aréoles (fig. 6).

Six groupes d'aréoles sont reconnues ; chaque groupe est désigné par une lettre. Au centre et d'avant en arrière, on distingue les régions frontale (F), médiane (M) et postérieure (P). Latéralement, se succèdent les régions orbitaires (O), antéro-latérale (L) et postéro-latérales (R). Chaque région comporte plusieurs aréoles ; celles-ci sont alors numérotées d'avant en arrière (1F, 2F ; 1M, 2M, 3M, etc.), ou d'avant en arrière et de droite à gauche (1L, 2L, 3L ...) (fig. 6). Chaque aréole est donc désignée par une lettre et un chiffre.

Si la largeur des limites qui entourent les régions est bien représentée sur le schéma de Dana où elles apparaissent comme des rainures (fig. 6), les sigilles par contre n'y sont pas figurés. Des observations préliminaires effectuées chez *Xantho pilipes* à la loupe binoculaire ont permis de retrouver les principaux sigilles (fig. 5) et de réaliser une première comparaison avec *Carcinus maenas*.

Tableau I. — Correspondance entre les régions définies dans le texte chez *Carcinus maenas* et les aréoles du système de Dana définies chez les Xanthidea.

Régions de *Carcinus maenas*	Aréoles de *Xantho pilipes*	Régions de *Carcinus maenas*	Aréoles de *Xantho pilipes*
Frontale	1F + 2F	Intestinale	2P (partie externe)
Épigastrique	1M	Orbitaire	0
Protogastrique	2M	Hépatique antérieure	1L + 2L + 3L
Centrogastrique	3M	Hépatique moyen	4L
Urogastrique	4M	Hépatique postérieure	1R
Paragastrique	6L (partie interne)	Branchiale	2R + 3R + 5L
Cardiaque	1P		+ 6L (partie externe)
			+ 2P (partie externe)

Il semble que les taches dépigmentées que forment certains sigilles, observées sur le vivant et sur des carapaces desséchées, soient moins nombreuses chez *Xantho pilipes* que chez *Carcinus maenas*.

On reconnaît par leur agencement les sigilles des *musculus attractor epimeralis* de part et d'autre des fossettes gastriques (fig. 5 : s.m.). En avant de celles-ci, se succèdent les sigilles des muscles postérieurs stomodéaux qui, contrairement à ceux de *Carcinus maenas*, ne se situent pas dans une rainure. On remarque d'autre part les sigilles sa et sa' ; au-dessus

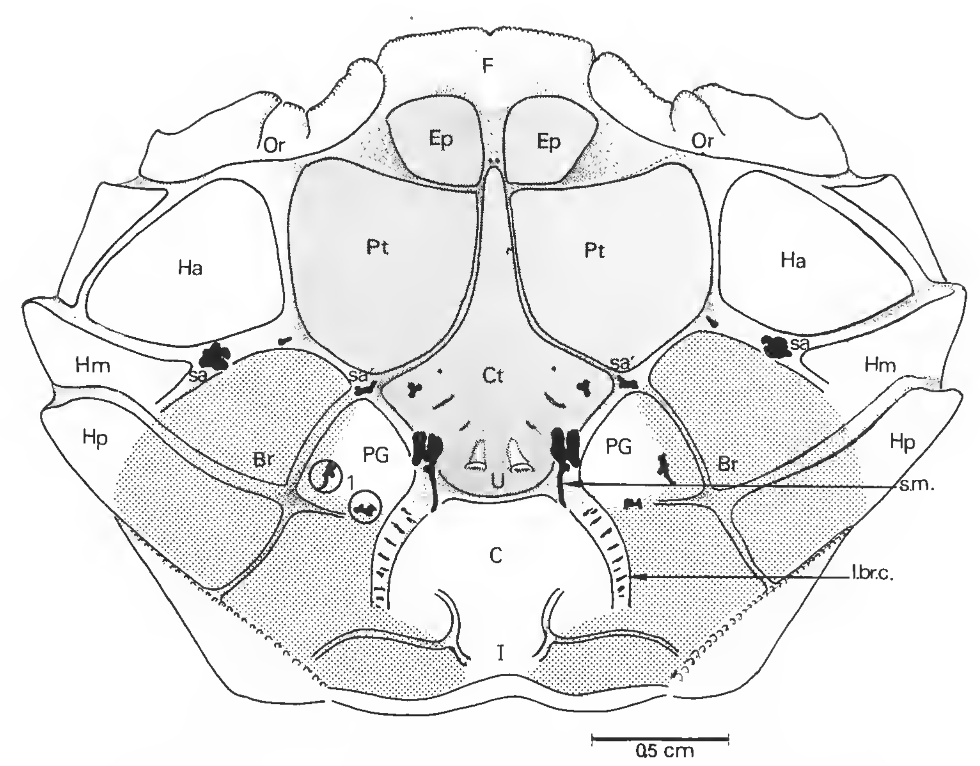


Fig. 5. — Carapace de *Xantho pilipes* ; régions et sigilles principaux.

Régions : Br, branchiale ; C, cardiaque ; Ct, centrogastrique ; Ep. épigastrique ; F, frontale ; Ha, hépatique antérieure ; Hm, hépatique moyen ; Hp, hépatique postérieure ; I, intestinale ; Or, orbitaire ; Pt, protogastrique ; U, urogastrique ; s.m., sigille du *musculus attractor epimeralis* ; l.br.c., limite branchio-cardiaque.

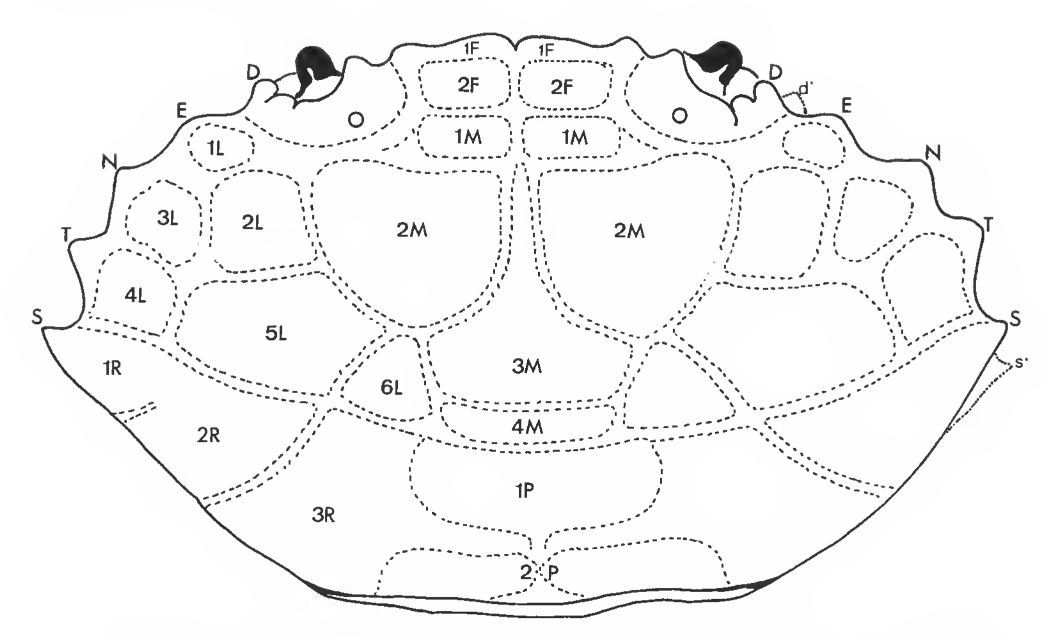


Fig. 6. — Carapace d'un Xanthidé montrant les principales aréoles. D'après Dana.

du milieu de 5L, un autre sigille forme avec les deux précédents un arc, marquant la limite antérieure de la région branchiale (fig. 5). Les limites branchio-cardiaques sont bien marquées chez *Xantho pilipes* (fig. 5 : l.br.c.). Les deux taches marquées 1 seraient les sigilles de muscles mésobranchiaux ; ils délimiteraient alors vers l'intérieur les régions paragastriques, qui correspondraient à une partie seulement des aréoles 6L (fig. 5). Enfin, entre les régions épigastriques, en avant de la pointe mésogastrique, on observe les deux petites insertions des muscles stomodéaux antérieurs.

Comme l'avait déjà reconnu Dana, la région médiane (M), comprenant quatre aréoles, correspond à la région gastrique (tabl. I). Les régions branchiales regroupent les aréoles 2R et 3R des régions latéro-postérieures, les aréoles 5L et 6L (*pro parte*) des régions latéro-antérieures et les parties externes de l'aréole 2P (fig. 5 et 6). A propos de cette région 2P, Dana approuve la dénomination de région intestinale, mais il l'attribue de façon inexacte à Desmarest ; ce terme fut introduit plus tard par H. M. Edwards (1834). Seule la partie centrale de 2P est ici considérée comme région intestinale.

Ces résultats, bien que préliminaires, montrent qu'il est possible de retrouver chez un autre Décapode Brachyoure l'essentiel des régions et limites définies chez *Carcinus maenas*. Une étude plus approfondie, comportant des dissections et des observations réalisées au microscope électronique à balayage, apporterait sans doute de nombreuses précisions.

Conclusion

Les principes purement topographiques de Dana et ceux, essentiellement anatomiques de Desmarest, utilisés pour présenter un système de distribution des régions sur la carapace des Brachyoures concordent partiellement. C'est ce que j'ai pu montrer par la comparaison des régions chez un Portunidé et chez un Xanthidé. Si on recherche des particularités propres à chaque système, on remarque que Dana oppose des groupes de régions par leur position antérieure ou postérieure, centrale ou latérale, et par leur caractère pair ou impair. Desmarest considère surtout les organes sous-jacents ; cette recherche concorde partiellement avec le système de Dana dans la mesure où certains organes sont antérieurs et impairs comme le stomodéum, d'autres latéraux et pairs comme les chambres branchiales. Si les deux systèmes ne se superposent pas exactement, cela tient au fait qu'on ne dispose que d'un petit nombre de repères homologues. Si quelques auteurs ont signalé l'intérêt des phragmes postérieurs stomodéaux, cette structure n'est malheureusement pas figurée chez tous les Brachyoures. Elle représente une consolidation particulièrement forte d'une attache musculaire ; il semble que la conclusion essentielle de ce travail est qu'on doit accorder une grande importance à toutes les attaches musculaires.

En portant beaucoup d'intérêt aux relations existant entre certaines régions et les systèmes tégumentaires, on reprend en fait les préoccupations de Desmarest, sans toutefois tenir compte de quelques organes tels que l'hépato-pancréas et les gonades pour définir les régions.

Les principales associations entre systèmes tégumentaires et régions de la carapace sont les suivantes :

— Les attaches antérieures et postérieures des muscles stomodéaux sont comprises dans l'ensemble des régions gastriques.

— Les muscles mandibulaires antérieurs s'insèrent à côté de l'attache de la chambre pré-branchiale dans la région sub-hépatique. Dans ce cas l'insertion des muscles n'intervient pas dans la définition d'une limite d'une région ; par contre la nature de ces muscles permet d'identifier la région. Les attaches mandibulaires postérieures de l'adducteur interne forment une partie des sigilles qui ornent la limite urogastrique.

— Les muscles branchiaux sont très nombreux. Ils permettent de reconnaître chacune des régions branchiales. Les muscles périphériques de ce système musculaire branchial, indiquent par ailleurs les limites branchiales.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Abrahamczik-Scanzoni, H., 1942. — Beiträge zur Kenntnis der Musculatur und des Innenskeletts der Krabben. *Zool. Jb.*, **67** (3) : 293-380, 68 fig.

Boas, J. E. V., 1880. — Studier over Decapodernes Slaegtkabsforhold, *Vidensk. Selsk. Skr.*, 6. Raekke, nat. og math. Afd. **1** (2) : 23 (I)-210 (188), VII pl. — En danois, avec résumé français : 163 (141)-207 (185) : Recherches sur les affinités des Crustacés Décapodes.

Bocquet, Ch., Ph. Cals et B. Renaud, 1976. — Ordonnances et variations locales des populations cellulaires épidermiques de *Carcinus maenas* (L.) (Crustacé Décapode). Étude réalisée au microscope électronique à balayage. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sc. Paris*, série D, **283** : 349-352, 2 pl.

Borradaile, L. A., 1922. — On the mouth-parts of the shore Crab. *J. Linn. Soc. Zool.*, **35** : 115-142, pl. X et XI.

Bouvier, E. L., 1897. — Sur l'origine homarienne des crabes : études comparatives des Dromiacés vivants et fossiles. *Bull. Soc. Phil.*, 8e série, **8** : 34-110, 43 fig.

— 1908. — Crustacés décapodes (Pénéidés) provenant des campagnes de l' « Hirondelle » et de la « Princesse-Alice » (1885-1907). *Résult. Camp. scient. Prince Albert Ier*, Monaco, **33** : 122 p., XVI pl., 1 fig.

— 1917. — Crustacés décapodes marcheurs provenant des campagnes de l' « Hirondelle » et de la « Princesse-Alice » (1886-1915). *Résult Camp. scient. Prince Albert Ier*, Monaco, : 10 p. 1 pl.

— 1940. — *Faune Fr.*, **37**, Décapodes marcheurs. Paris : 399 p., 222 fig., XIV pl.

Cals, Ph., 1972. — Gnathiides de l'Atlantique Nord. I. Problèmes liés à l'anatomie et au dimorphisme sexuel des Gnathiides (Crustacea Isopoda). Description d'une forme bathyale du golfe de Gascogne : *Gnathia teissieri* n. sp. *Cah. Biol. mar.*, **13** : 511-540, 12 fig.

— 1973. — Sur une nouvelle espèce de *Gnathia* d'Australie : *Gnathia halei*. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., no 115, Zool. 89 : 295-305, 8 fig.

Cuénot, L., 1895. — Étude physiologique sur les Crustacés décapodes. *Arch. Biol.*, **13** : 245-303, pl. XI à XIII.

Dana, J. D., 1851. — On the markings of the Carapax of Crabs. *Am. J. Sci. & Arts*, (2), **11**, Art. XII : 95-99, 4 fig.

— 1852. — Crustacea. United States Exploring Expedition. **14** (Part 1) : 1-532.

Desmarest, A. G., 1822. — Histoire des Crustacés fossiles.

— 1825. — Considérations générales sur la classe des Crustacés. Paris, Levrault : 446 p., 56 pl.

Doflein, F., 1904. — Brachyura. *Wiss. Ergebn. dt. Tiefsee-Exped.* « *Valdivia* », **6** : xiv + 314 p., 58 pl., 1 pl. + 68 fig. dans le texte.

Drach, P., 1939. — Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés décapodes. *Annls Inst. Océanogr., Monaco*, **19** (3) : 103-391, 13 fig.

Edwards, H. M., 1834. — Histoire naturelle des Crustacés. Roret Paris, tome 1, 468 p. + atlas de 42 pl.

— 1849. — Crustacés. *In* : G. Cuvier, Le règne animal distribué d'après son organisation, Masson, Paris. 278 p. + atlas de 80 pl.

— 1851. — Observations sur le squelette tégumentaire des Crustacés Décapodes et sur la morphologie de ces animaux. *Annls Sci. Nat., Zool.*, **16** (3) : 221-291, pl. 8-11.

Flipse, H. J., 1930. — Die Parthenopidae der Siboga-Expedition. *Siboga-Exped.*, Monogr. XXXIX c2, 104 p., 44 fig.

Glaessner, M. F., 1960. — The fossil decapod Crustacea of the New Zealand and evolution of the order Decapoda. *New zealand Geol. Survey, Paleont. Bull.*, **31**, 63 p., 7 pl.

— 1969. — Arthropoda 4. *In* : R. C. Moore, Treatise on Invertebrata paleontology. Part R, 2 : R400-R651, fig. 217-397.

Goudeau, M., 1969. — Appareil buccal et mécanisme alimentaire chez l'Isopode Épicaride *Hemioniscus balani* Buchholz. *Archs Zool. exp. gén.*, **110** (4) : 473-512, 15 fig.

— 1972. — Description de l'endosquelette céphalique chez l'Isopode Épicaride *Hemioniscus balani* Buchholz. *Archs Zool. exp. gén.*, **113** : 607-617, 6 fig.

Guinot, D. — Quelques groupes naturels chez les Brachyoures. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris* (*sous presse*).

Herbst, J. F. W., 1782-1790. (Date complète, voir Monod, 1956 : 638). — Versuch einer Naturgeschichte der Krabben und Krebse. I, 274 p., XXI pl.

Huxley, T. H., 1877. — A manual of anatomy of invertebrated Animals. J & A. Churchill, London, VIII + 698 p., 158 fig.

Ihle, J. E. W., 1913. — Die Decapoda Brachyura der Siboga-Expeditie. I. Dromiacea, Siboga-Expeditie, *Siboga-Exped.*, Monogr. XXXIX b, 96 p., 38 pl., IV pl.

Jackson, H. G., 1926. — The Morphology of the Isopod Head. Part I. The Head of *Ligia oceanica*. *Proc. zool. Soc.*, London : 885-911, 11 fig., IV pl.

Manton, S. M., 1964. — Mandibular mechanisms and the evolution of Arthropods. *Phil. Trans. R. Soc.*, London, série B, **737** (247) : 1-183, 66 fig.

Monod, Th., 1956. — Hippidea et Brachyura ouest-africains. *Mém. Inst. fr. Afr. noire*, **45** : 1-674, 884 fig.

Monod, Th., et Ph. Cals, 1971. — Glossaire carcinologique. Document n° 1, première liste de termes. 68 p.

Pearson, J., 1908. — Cancer (The Edible Crab), L.M.B.C. Memoirs. N° XVI, *Proc. Trans. Lpool biol. Soc.*, **22**, Session 1907-1908 (1908) : 291-499, 13 fig., XIII pl.

Schmidt, W., 1915. — Die Muskulatur von *Astacus fluviatilis*. Ein Beitrag zur Morphologie der Decapoden. *Z. wiss. Zool.*, Bd113 : 165-251.

Secrétan, S., 1960. — Essai d'interprétation des sillons des Crustacés Décapodes Astacoures. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **250** (1) : 168-169, 1 fig.

— 1964. — Les Crustacés Décapodes du jurassique supérieur et du crétacé de Madagascar. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, série C, **14** : 226 p., XX pl.

Snodgrass, E. R., 1935. — Principles of Insect Morphology. Mc Graw-Hill Book company, New York & London : 667 p., 319 fig.

Stimpson, W., 1860. — Prodromus descriptionis animalium evertebratorum, quae in Expeditione ad Oceanum Pacificum Septentrionalem, a Repiblica Federata missa, Cadwaladoro Ringgold et Johanne Rodgers Ducibus, observavit et descripsit W. Stimpson. Pars VIII. Crustacea Macrura. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.* : 22-47, 1 fig.

Teissier, G., 1960. — Relative growth. *In* : T. Waterman, The physiology of Crustacea. Academic press : 537-560.

Manuscrit déposé le 17 mai 1976.

PLANCHE I

Principaux types de limites. Les photographies A et C ont été réalisées sur un juvénile d'environ 1 cm de largeur céphalo-thoracique ; toutes les autres ont été réalisées sur un adulte.

A — Vue antéro-latérale. Les flèches montrent les sillons orbitaires supérieur et inférieur ; les crêtes tuberculaires numérotées sont pour le n° 1, le bord susorbitaire, et pour le n° 2, sous-orbitaire (MEB × 12).
B — Carène tuberculaire latéro-postérieure séparant la région mésobranchiale (MB) de la région parabranchiale (PB) (MEB × 125).
C — Carène tuberculaire latéro-antérieure et région hépatique (H) ; les flèches désignent les sigilles des muscles branchiostégaux antérieurs (MEB, × 25).
D — Limite péri-orbitaire (flèche) ; il s'agit plutôt d'une discontinuité structurale entre la région orbitaire (O) et la région hépatique (H) (MEB × 40).
E — Sillon orbitaire supérieur (MEB × 60).
F — Invagination de la fossette gastrique gauche (MEB × 125).
G — Contrefort postérieur ; les deux rangées de tubercules sont indiquées par les flèches (MEB × 30).
H — Ligne de déhiscence (flèche) bordée par des tubercules alignés ; PB., région parabranchiale ; SB., région sub-branchiale ; s., sigilles branchiostégaux (MEB × 60).
I — Détail de la vue précédente (H) ; la flèche indique ici l'affrontement des deux bourrelets au niveau de la ligne de déhiscence (MEB × 300).

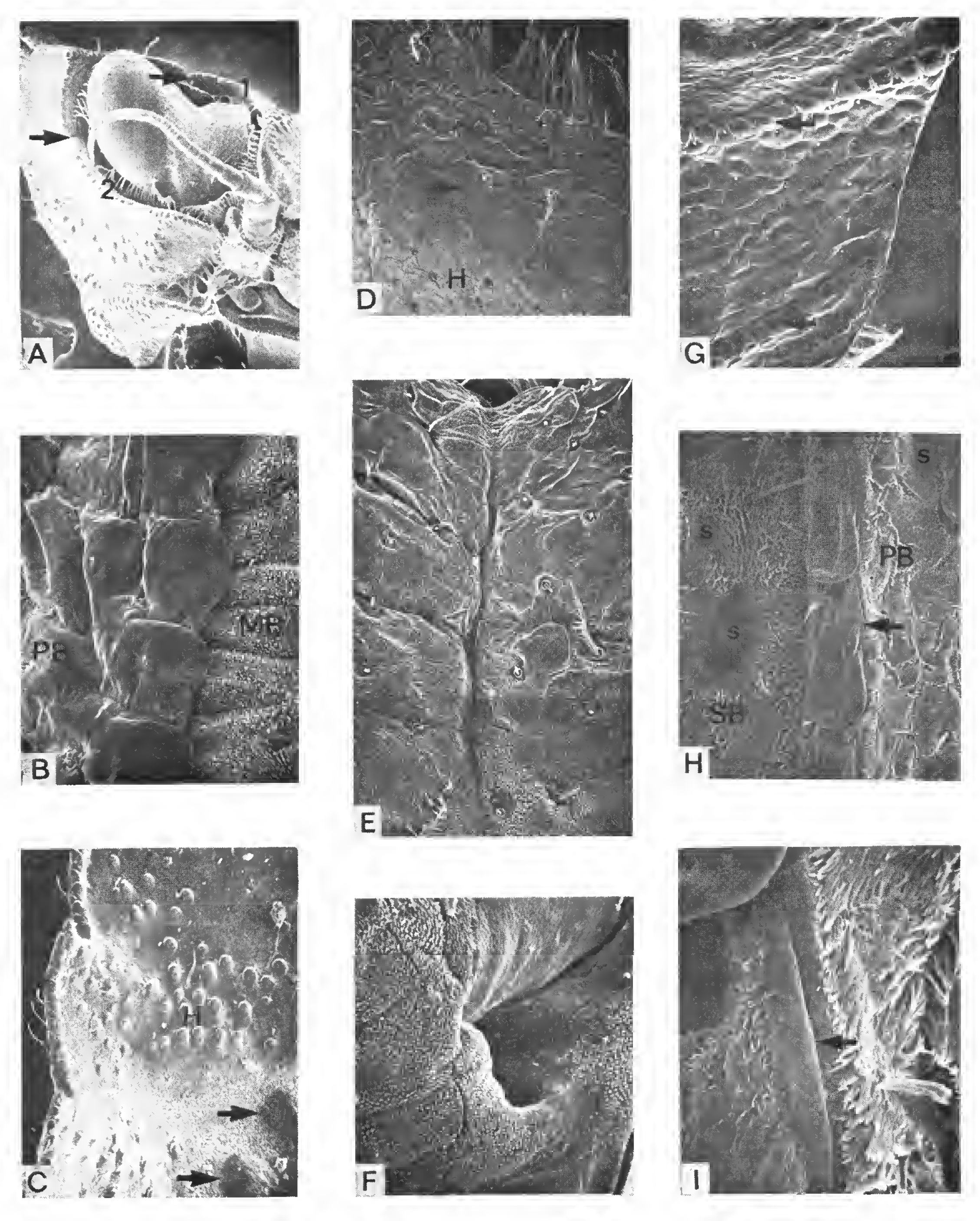


PLANCHE I

PLANCHE II

Principaux sigilles de la carapace ; toutes les photographies de la planche ont été réalisées sur des animaux adultes.

A — Parties antérieure et moyenne du sigille du *musculus attractor epimeralis* (M) ; on reconnaît d'autre part les sigilles des muscles mandibulaire et stomodéaux (flèches) ; voir pour ces muscles la figure C (MEB × 12).
B — Détail d'un sigille mésobranchial sur lequel on distingue le réseau hexagonal (MEB × 300).
C — Partie droite de la limite urogastrique ; on reconnaît une des fossettes gastriques (f) ; les flèches larges désignent les sigilles allongés des muscles postérieurs du stomodéum ; les flèches étroites désignent ceux du muscle adducteur mandibulaire externe (MEB × 12).
D — Vue d'ensemble de la région mésobranchiale ; on observe les nombreux petits sigilles des muscles branchiostégaux (s) (MEB × 90).
E — Sigilles de l'un des muscles de la limite branchiale antérieure (MEB × 30).
F — Sigilles de la branche antérieure du muscle adducteur mandibulaire externe (face inférieure de la carapace) (MEB × 13).
G — Région parabranchiale ; les sigilles des muscles branchiostégaux sont indiqués par des flèches (MEB × 30).

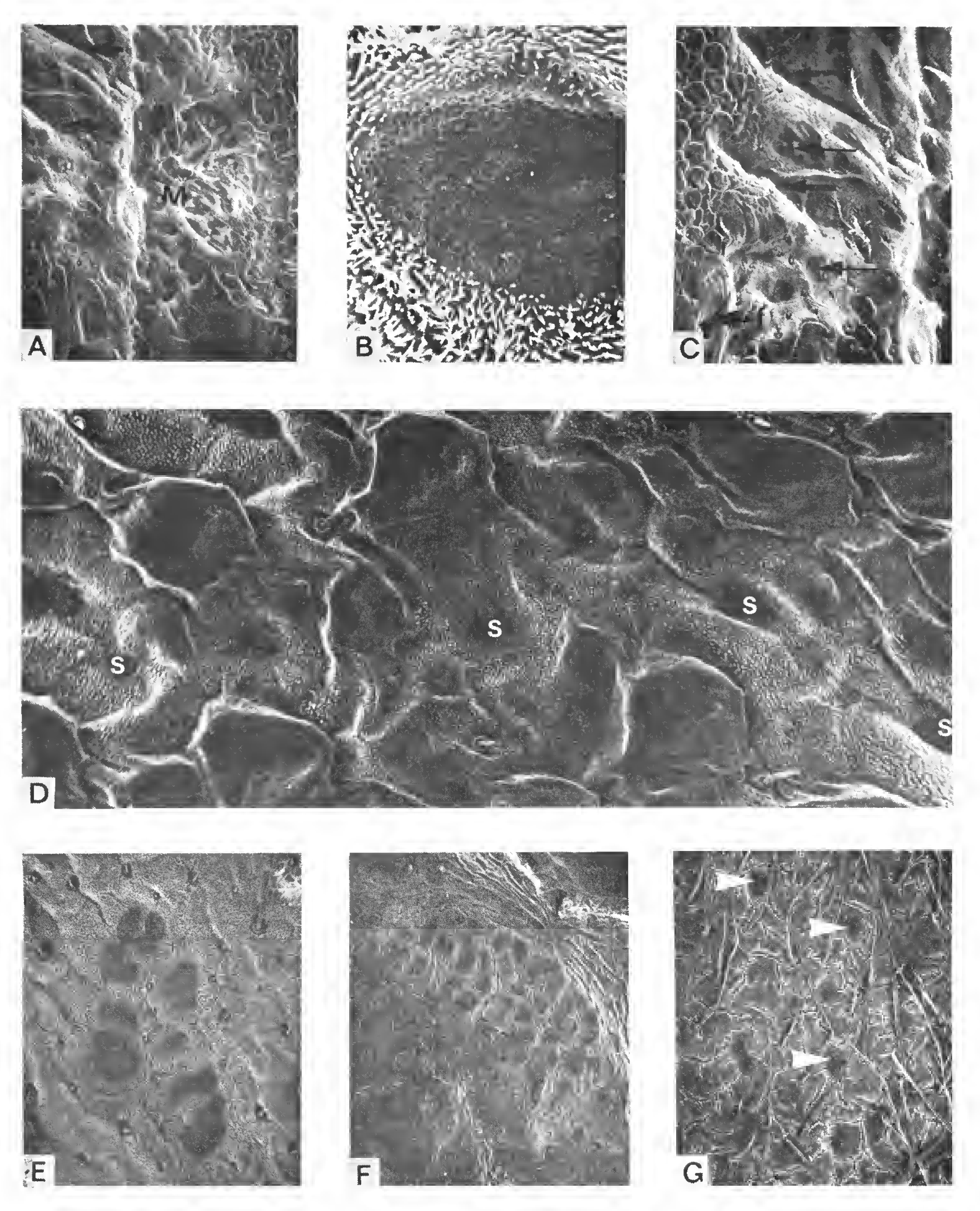


PLANCHE II

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., no 454, mars-avril 1977,
Zoologie 317 : 569-594.

Achevé d'imprimer le 30 juillet 1977.

IMPRIMERIE NATIONALE

7 564 002 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., 42 (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.